

华北春玉米高温胁迫影响机理及其技术应对探讨

陶志强 陈源泉 隋鹏 袁淑芬 高旺盛*

(中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193)

摘要 本研究针对华北平原春玉米一熟制高产的限制因子(灌浆期高温胁迫)问题,在分析了国内外高温对玉米胁迫影响机理的相关研究基础上,对华北平原春玉米可能突破灌浆期高温胁迫、实现高产的技术途径进行了探讨。结果表明,高温对华北春玉米胁迫的主要表现是:缩短了籽粒线性增长持续期;减小了籽粒体积及同化物向籽粒的转移量,进而降低了灌浆速率;花粉败育和花期不遇导致结实率下降;地温超过 35 ℃ 时,会降低根系生长速率,使侧根变细;降低了光合酶活性、叶绿素含量及 PSⅡ 功能,进而降低了光合能力;降低了叶片水分状态和植株氮素积累量;诱发了纹枯病和青枯病。要突破该区春玉米灌浆期的高温胁迫,需要从提高春玉米本身的机能和改善其生境调控着手,躲避高温(提前或推迟播期)和抗耐高温(选育耐热性品种;外施水杨酸(SA)、激动素(BA)、脱落酸(ABA)等化学调控;在灌浆期之前进行高温锻炼;有机肥、铜肥、锌肥、钾肥等营养调控;深松和整作等耕作调控;优化灌溉制度等水分调控;调整株距和行距改善种植方式等方面)。在单项技术研究的基础上,系统设计、集成各项单项技术,形成综合技术体系,是该区春玉米高产的技术途径。

关键词 华北平原;春玉米;高温胁迫;高产

中图分类号 S 513

文章编号 1007-4333(2013)04-0020-08

文献标志码 A

Effects of high temperature stress on spring maize and its technologic solutions in North China Plain

TAO Zhi-qiang, CHEN Yuan-quan, SUI Peng, YUAN Shu-fen, GAO Wang-sheng*

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract This paper studied limiting factor (high temperature stress occurred during grain filling period) for high yield production of spring maize in North China Plain (NCP). By analyzing the available high yield technologic solutions for spring maize under high temperature stress (HTS), we expected that spring maize might break the barriers from HTS during grain filling period in NCP. The results showed that the main clinical manifestations of spring maize under HTS at filling stage included, shortened the linear growth stage of maize grain; reduced the grain size and the amount of assimilate transfer to grain, leading to a reduced grain filling rate; pollen abortion and mismatched pollination period which reduced seed setting rate; the temperature over 35 ℃ would reduce root growth rate and hindered the lateral root growth; reduced photosynthetic enzyme activity, chlorophyll content and PSⅡ function, which resulting in photosynthesis reduction; lowered leaf water status and plant nitrogen accumulation; induced sheath blight and bacterial wilt. To break the barrier exerted by HTS on spring maize during grain filling stage, the following practices could be used: advancing or delaying sowing date to avoid high temperature; breeding high temperature tolerant maize varieties; applying chemicals such as exogenous salicylic acid (SA), kinetin (BA) and abscisic acid (ABA) to improve the tolerance; pre-exercising with high temperature well before the grain filling stage; practicing agronomic and farming approaches to regulate the

收稿日期: 2013-01-29

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAD16B15)

第一作者: 陶志强, 博士研究生, E-mail: tao-zhiqiang@qq.com

通讯作者: 高旺盛, 教授, 主要从事农业生态系统学和宏观农业与发展战略规划等研究, E-mail: wshgao@cau.edu.cn

nutrition levels and soil and water and light properties. Based on this study, a design integrated technology of the individual techniques could be used to form an integrated technology system, thus to improve heat tolerance and increase spring maize yield under HTS in NCP.

Key words North China Plain; spring maize; high temperature stress; high yield

玉米是中国第一大粮食作物,提高其单位面积产量,对保障国家粮食安全具有重要意义。华北平原是全国玉米主产区之一。据统计,2006—2008年,黄淮海地区8省(直辖市)玉米种植面积占全国的40.9%,总产占全国的40.9%^[1]。而华北平原是水资源紧缺地区,总量仅占全国的7.6%,人均仅为全国的1/5^[2]。传统的冬小麦复种夏玉米一年两熟制,尤其是冬小麦消耗大量的农业用水^[3],导致该区的粮食生产用水供需矛盾突出。因此,寻求新的节水型种植制度替代麦玉两熟的高耗水种植制度,成为研究解决该区水资源危机的农业技术途径之一。有研究认为,春玉米生长期和华北平原降水的时间分布和空间分布耦合度最好,并且生产潜力优于夏玉米^[4-5]。据戴明宏等报道,春玉米比夏玉米平均增产1 600 kg/hm²^[6]。因此,华北地区可以采用春玉米一熟制替代部分面积麦玉两熟制的新型种植制度实现节水与保持粮食较高生产力并举的目标。然而,受灌浆期高温胁迫^[7-8]的影响,春玉米的产量潜力未能被充分挖掘。针对该问题,已有学者开展了解决该区春玉米灌浆期高温胁迫从而获得高产的技术途径的研究,但仅围绕春玉米播期调整和品种选择^[6,9-10]两方面进行了一些探索,获得的产量尚不足以达到实现一季春玉米替代麦玉两熟的目标,且相应的技术途径研究单一,技术机理研究不够。因此,需要从春玉米受高温胁迫的机理出发,寻找突破高温胁迫的技术途径,在单项技术研究的基础上,系统设计、集成各项单项技术,形成综合技术体系。鉴此,本研究综述了国内外高温对玉米生长发育胁迫的原因和机理,在此基础上对华北平原春玉米可能突破灌浆期高温胁迫、实现高产的技术途径进行了分析,以期为该领域的研究提供更为清晰的思路。

1 春玉米受高温胁迫的机理

为了寻找华北春玉米突破灌浆期高温胁迫的技术途径,首先需要明确高温胁迫引起春玉米减产的原因和机理,在此基础上才能有针对性地设计相应

的技术突破途径进行研究。据张保仁报道,高温缩短生育进程,减小叶面积和干物质积累量,降低经济系数,是山东夏玉米产量降低的直接原因^[11]。李少昆等综述了玉米因高温而减产的原因,一是缩短了生育期和灌浆期,光合产物向穗部转移率下降;二是呼吸消耗增加;三是开花灌浆期遇35℃以上高温,阻止了花粉散发,降低了授粉率,且植株根系早衰,叶片功能下降,千粒重降低^[1]。以上原因和机理只是总结了春玉米和夏玉米受高温胁迫的共性表现,或是只从华北地区夏玉米受高温胁迫的角度分析,并未系统论述华北春玉米受高温胁迫的原因和机理,而这部分理论鲜见报道。因此,本研究综合目前国内外的研究,总结了华北地区高温胁迫春玉米减产的可能机理,主要包括7个方面:1)高温缩短了生育期,干物质积累量下降,籽粒灌浆不足,产量受损;2)高温降低了灌浆速率,致使粒重降低;3)高温环境下,生殖器官发育不良,不能正常授粉、受精,降低了结实率;4)高温改变了叶绿体类囊体膜结构和组织以及色素含量的正常生理生化特性,抑制了光合速率;5)高温使根系或叶片的膜脂过氧化水平提高,根系或叶片的生长速度降低且衰老加快;6)高温使叶片的水分状态偏离了正常水平,限制了叶片正常代谢的功能,同时也扰乱了春玉米正常吸收和利用养分的功能;7)高温易诱导植株发生病害。

1.1 缩短生育期

华北地区高温缩短春玉米生育期是造成产量差异的主要原因之一。具体表现在2个方面:1)高温缩短了春玉米营养生长期。刘明等研究结果表明,吴桥地区播期4月24日与5月15日的春玉米相比,前者营养生长期经历了59 d,后者因为生育期较高的日均温比前者少了8 d^[10];戴明宏等在北京地区开展了2年春玉米的试验,结果表明,播期4月下旬和5月下旬春玉米营养生长期日均温分别为20.9和23.6℃,前者较后者营养生长期长14 d^[9]。2)高温缩短了春玉米灌浆持续期,降低了粒重和产量。据Daynard等报道,玉米粒重与有效灌浆持续

时间呈显著的线性关系^[12]。较高的灌浆期温度,缩短了灌浆持续期,降低了粒重^[13]。李绍长等对山东泰安和新疆石河子的春玉米生长进行比较,结果表明,播期4月10日的春玉米品种掖单22抽丝至成熟阶段,两地的日均温分别为26.7和26.1℃,两地的春玉米籽粒灌浆线性增长持续期分别为15和21d,两地的最终籽粒干重分别为292.3和335.7mg/粒,且差异显著($P < 0.05$)^[8]。因此,高温缩短了生育期,不利于春玉米积累更多的干物质,当春玉米进入生殖生长籽粒形成阶段时,不能为其提供充足的物质供应,降低了产量。

1.2 降低灌浆速率

高温胁迫会降低春玉米的灌浆速率。据Tashiro等报道,温度 $> 31^{\circ}\text{C}$ 可显著降低玉米的灌浆速率^[14]。另据张吉旺报道,黄淮海地区,夏玉米在 $10\sim 25^{\circ}\text{C}$ 范围内灌浆速率随温度升高而升高,在 $25\sim 35^{\circ}\text{C}$ 开始降低, $40\sim 45^{\circ}\text{C}$ 显著降低^[15]。其机理表现在2个方面,1)高温可能缩小了籽粒体积而降低了灌浆速率。郑有良等报道,春玉米籽粒体积影响灌浆速率并且与粒重呈高度正相关。2)高温可能减弱了茎叶的干物质积累量和同化物供应能力,降低了灌浆速率^[16]。据吴春胜报道,超高产春玉米品种的苞叶和茎鞘中干物质向籽粒运转率较高^[17]。因此,高温胁迫降低苞叶和叶鞘中干物质积累量并降低同化物转移量,可能是灌浆速率降低的原因。

1.3 降低结实率

张吉旺研究表明,黄淮海地区夏玉米花期受高温危害,雄花败育,雌穗受精条件恶化,母本吐丝推迟、结实率降低,导致减产^[15]。另据Porter报道,高温条件下,作物花器官发育过快而不充实,无效花增多,生殖器官发育不良,致使其不能正常授粉、受精^[18]。鉴于以上研究,华北平原春玉米花期受高温胁迫降低结实率而减产虽然未见报道,但可能是减产的原因之一。

1.4 抑制光合

玉米籽粒干物质有95%左右直接或间接地来自光合作用,其中绝大部分由抽丝后的光合作用供应,而温度增加,会降低玉米穗位叶光合速率^[19]。据Berry等报道,高温胁迫时,在其他症状发生之前,光合是最敏感的进程之一,并且可能会被完全抑

制,例如当 C_4 植物叶片的温度超过 38°C 时,净光合速率被显著抑制^[20]。另据Karim报道,玉米叶片在黑暗中经 42°C 处理90min降低了净光合速率^[21]。张保仁报道,高温降低了夏玉米光合速率,表现在降低了光系统II(PSII)的最大光化学量子产量(F_v/F_m)、电子传递的实际量子产量 Φ_{PSII} ,而恢复常温后, F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 相对升高^[11]。因此,华北平原春玉米灌浆期受高温胁迫产量受损的又一原因可能是高温降低了光合速率。主要原因是:1)叶绿体类囊体膜结构和组织的生理生化特性的变化。类囊体结构中的PSII被认为是玉米受到高温伤害的主要功能位点,而PSII受到伤害将导致叶绿素荧光发生变化^[22]。2)高温影响叶绿体色素含量。Zhu等研究结果表明,玉米在 35 和 40°C 的高温条件下相比 25°C 的环境,降低了叶绿素a、叶绿素b及类胡萝卜素含量,降低了光合速率^[23]。三是高温降低了春玉米磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPCase)和核酮糖二磷酸羧化酶(RuBPCase)活性。张吉旺等报道,日均温 28.4°C (每天9:00、12:00、15:00和18:00的气温均值)显著降低了夏玉米叶片的PEPCase和RuBPCase活性^[19]。

1.5 抑制根系生长

高温可能降低春玉米根系生长速度且加快衰老,限制高产。张吉旺报道,黄淮海地区地温 $20\sim 24^{\circ}\text{C}$ 是夏玉米根系生长的最适宜温度,当地温超过 35°C 时,夏玉米根系生长速度降低,且温度对侧根的粗度也有影响,温度越高,侧根越细^[15]。因此,高温抑制春玉米根系生长,进而影响植株对水分和养分的吸收,限制产量。

1.6 水分和养分状态下降

高温条件下,玉米的叶片水分状态是重要的变量。Zhu等报道,玉米苗受 35 和 40°C 高温胁迫,降低了叶片相对含水量及持水力, 40°C 高温胁迫,还降低了叶片水分利用效率(P_n/E)^[23]。张保仁研究表明,夏玉米灌浆期受 35°C 高温胁迫,植株氮素积累量降低了5%^[11]。因此,华北平原春玉米灌浆期受高温胁迫降低植株对水分和养分吸收利用也可能是限制高产的原因。

1.7 病害

华北平原春玉米灌浆期遇高温引发病害是减产

的另一原因。朱东安等报道,纹枯病菌菌丝生长最适温度是30℃左右,在10℃以下和38℃以上停止生长^[24]。另据谢富欣等报道,华北地区夏玉米灌浆到乳熟期,遇到高温高湿天气,容易引发青枯病(又名茎基腐病)大流行,使玉米大面积减产^[25]。而纹枯病和青枯病也是春玉米常感染的两种病害,在华北平原春玉米灌浆期高温环境也可能会引发这两种病害,使春玉米减产。

2 技术解决途径

从上述分析可以看出,华北平原高温对春玉米灌浆期胁迫的主要表现是影响了春玉米的生育期、灌浆速率、结实率、根系活力、光合能力、水肥吸收能力及病害等方面,进而扰乱了春玉米的正常生长发育平衡。因此,选择适当的调控措施突破高温胁迫维持春玉米的正常生长发育平衡或者平衡被打破后建立新的有利于春玉米生产的平衡,是研究的重点。根据春玉米受高温胁迫的表现,重点需要在提高春玉米的生理机能以及改善其生境2方面开展研究。经过文献分析,研究采取的技术途径有以下几个方面。

2.1 播期

调整春玉米的播期可以躲避高温对关键生育期的影响,获得高产。以河北吴桥县为例,该区正常的春玉米播期一般在4月24日前后,到灌浆期容易遇到 $\geq 35^{\circ}\text{C}$ 的持续高温,提前或推迟播期,能够使春玉米灌浆期躲避高温,改善灌浆。据报道,吴桥地区晚播(5月15日)较早播(4月24日)的春玉米生长力旺盛,籽粒败育减少,穗粒数增加,灌浆中后期日辐射量以及日温差增大、干物质积累速率快,增产^[9-10]。因此,调整播期(即提前或推迟播种),使春玉米灌浆期躲避高温胁迫,是促进该区春玉米高产的途径之一。

2.2 品种

不同玉米品种,对高温胁迫的反应不同,选育耐热性强的品种也是解决春玉米高温胁迫的有效途径。张保仁在山东比较了高温条件下不同夏玉米品种的产量状况,结果表明,农大108产量最高,其次是鲁单50、山农3号、聊玉5号、掖单2号和鲁原单14^[11]。胡秀丽等分析了高温胁迫下4个玉米品种

的生理特性,结果表明,热激蛋白70(HSP 70)可以提高玉米叶片在高温胁迫条件下的抗氧化防护能力,主要表现为,高温胁迫时,氧化产物丙二醛(MDA)含量降低、抗氧化防护系统抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)的活性增加,但是使用HSP 70的斛皮素抑制剂,却显著降低了叶片的抗氧化酶活性,说明HSP 70对提高玉米品种耐热性具有重要作用,其研究结果为选育耐热品种提供了理论依据^[26]。

2.3 化学调控

高温胁迫条件下,植物体内激素稳定性及含量的变化及外源化学调控对植物适应与增强耐热能力有重要作用。内源性激素表现为,高温影响脱落酸(ABA)、乙烯、细胞分裂素(CTK)、脯氨酸和甜菜碱(GB)的变化。ABA是一个重要的耐热组分^[27],原因是ABA能够诱导产生一些热激蛋白形成耐热机制^[28]。温室条件下玉米籽粒发育期间高温能够增加籽粒ABA含量,提高耐热性^[29]。乙烯对玉米灌浆期同化物分配也有重要作用。据张凤路等报道,玉米穗顶部乙烯生产最高,穗中部乙烯生产最低^[30]。并且乙烯被认为与植物耐热性密切相关^[31]。外源化学调控提高玉米耐热性的相关报道有,Caers等报道,外施激动素(BA)能够减少玉米籽粒败育,提高叶绿素含量并改善光合性能^[29]。Wang等报道,外施水杨酸(SA)有助于维持植物抗氧化系统的稳定性,获得耐热性^[32]。因此,通过化学调控提高春玉米的耐热性也可能是解决春玉米灌浆期高温胁迫的技术途径之一。

2.4 高温锻炼

据Sinsawat等报道,玉米苗在35℃生长20 min,光合被抑制50%,放到45℃以上环境中,将造成永久性伤害;但是先放在41℃,再放到50℃环境中,玉米苗的相关检测指标没有什么变化,说明41℃的环境对玉米苗进行了高温锻炼,增强了其在50℃的耐热性^[33]。Gong等和Crafts-Brandner等报道,逐渐增加温度,能够提高玉米苗的耐热性^[34-35]。相关研究还有其他植物的报道,例如西红柿^[20]、冬小麦^[36-37]、火炬松^[38]和针叶树^[39]。因此,在春玉米灌浆期受高温胁迫之前,将其置于适当的高温环境

中生长,可能有助于增强其耐热性。

2.5 营养调控

作物受到逆境胁迫后生理机能下降,但是通过改善生境,能够补偿因生理机能下降而造成的产量损失。针对高温胁迫降低春玉米养分吸收的能力,可以通过营养调控技术,增强植株对养分吸收与利用的能力,提高其耐热性。有研究表明,有机肥和无机肥配合施用,能有效延缓小麦根系和旗叶衰老^[40-42]。Marschner 报道,铜是植物生长的必需微量元素,参与植物的光合作用等许多过程,在植物的正常生长发育过程中起着重要的作用^[43]。缺乏铜会限制高等植物的生长并抑制光合作用^[44]。据 Malhi 等报道,在小麦拔节期和挑旗期,叶面喷施铜肥 0.20~0.28 kg/hm²,能显著提高产量^[45]。另据李芳贤等报道,增施锌肥能有效地增加夏玉米次生根条数和单株干物重,提高产量 4%~20%^[46],还可有效防治玉米茎基腐病^[47]。因此,春玉米追施锌肥可能会促进高温条件下根系生长,并且防治茎基腐病,改善生产力。此外,诸多的研究发现,植物体内适宜的钾含量有助于增强植物抗逆性^[48-51]。李明德等研究表明,施钾可以改善玉米叶片气孔调节能力、提高叶片水分含量,增加玉米抗旱性^[52]。张立新等研究表明,钾可以提高玉米干物质和籽粒产量,增强其耐逆性^[53]。综合目前研究来看,通过增施有机肥、施用微量元素铜肥、锌肥、生育后期补施钾肥可能会增强春玉米的耐热性。

2.6 耕作调控

合适耕作有助于改善土壤的水肥条件,促进作物的生长发育。深松能够促进夏玉米根系生长,增加根重和根长^[54],提高夏玉米花后的灌浆速率^[55]。垄作能够增加作物叶片的叶绿素含量、延长籽粒灌浆时间、提高结实率。王法宏等研究结果表明,垄作小麦旗叶的叶绿素含量高于平作,有利于延缓植株衰老,延长叶片功能期,延长籽粒灌浆时间,增加产量^[56]。崔光辉等的调查结果表明,水稻垄作比平作结实率增加 15.4%^[57]。高明等报道,垄作能够促进水稻根系生长^[58]。然而,相关的研究只是开展在小麦和水稻方面的研究,垄作是否能够提高春玉米耐热性有待研究。因此,通过深松、垄作等土壤耕作方式,可能是提高华北平原春玉米耐热性的一条途径。

2.7 水分调控

高温易引发作物水分亏缺,但是通过合适的措施改善土壤水分状态,可以有效提高作物耐热性。Xiao 等报道,在中国的半干旱地区,小麦生育期间的平均温度(14.3℃)增加 0.8℃,产量提高 5.3%,增加 1.8℃,产量降低了 5.7%,补充灌溉 30 mm 可弥补气候变化引起的产量损失,补充灌溉 60 和 90 mm,能够提高小麦产量 3.8%和 10.1%^[59]。张保仁开展了高温条件下肥水调控增强夏玉米耐热性的研究,结果表明,增加灌溉量和灌溉次数并且增施磷肥(150 kg P₂O₅/hm² 在大口期结合氮肥追施)能够增加玉米的穗粒数和千粒重,提高产量,并且增加灌溉提高夏玉米耐热性的效果优于增施磷肥^[11]。另外,Zhu 等报道,AM 菌和玉米苗共生,能提高 35 和 40℃高温条件下玉米苗(7 周大小)的光合速率并改善叶片的水分状态,增强玉米耐热性^[23]。因此,探索合适的措施改善春玉米自身和土壤的水分状况,也可能是提高春玉米耐热性的技术。

2.8 种植方式

通过设计作物合理的种植方式,改善作物群体地上部的微气候、提高作物的光能利用率,可以提高作物的生产力。高亚男等报道,春玉米 70 cm 行距与 65、60 和 50 cm 行距相比,生育后期叶片光合速率和产量优势明显^[60]。张永科等报道,蜂巢式种植有利于增大春玉米光合面积^[61]。李艳华等报道,夏玉米采用“双行交错”种植方式可以协调密度增加后群体和个体之间的矛盾,提高夏玉米根系的数量和干物重^[62]。刘武仁等研究结果表明,春玉米采用 40+90 cm 的宽窄行种植方式,能够增多根系数量,增加 0~40 cm 土层的根系风干重 32.6%,增大单株叶面积 457.2~3 199.0 cm²,增加单株干物重 28.9~52.9 g,提高产量 13.6%^[63-64]。因此,研究探索合理的种植方式,也可能是解决华北春玉米受高温胁迫的技术途径。

3 小结与展望

综上所述,目前针对华北地区春玉米受高温胁迫的相关研究很少,通过分析夏玉米、小麦、水稻等作物受高温胁迫的原因和机理,本研究探讨了该区春玉米受高温胁迫的影响机理和可能的解决途径

(图1),从提高春玉米本身的机能和改善其生境着手,可以从播期调整、品种选育、化学调控、高温锻炼、营养调控、耕作调控、水分调控和种植方式等方面开展研究。

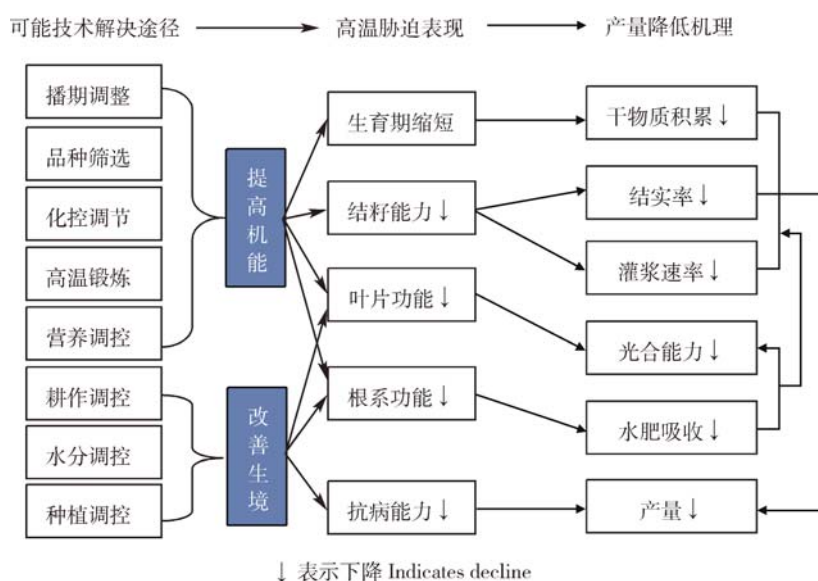


图1 春玉米受高温胁迫的机理和解决途径

Fig.1 Mechanism and technologic solutions of spring maize under high temperature stress

进一步研究的重点应该考虑7个方面。1)开展春玉米播期比较试验并结合气象因子分析,进一步明确春玉米灌浆期受高温胁迫的播期;2)继续补充和完善高温对春玉米灌浆期乃至全生育期胁迫的原因和机理,建立系统的华北平原春玉米受高温胁迫的原因和机理,为后续研究奠定基础;3)针对春玉米受高温胁迫的原因和机理开展相应的应对技术研究,并探讨解决途径和实现机理;4)建立系统的春玉米灌浆期受高温胁迫的指标评价体系;5)探寻快速、简便、科学的春玉米耐热性评价方法,为春玉米耐热育种提供理论依据,也为更深入的研究减少工作量提供便利;6)补充完善华北地区春玉米灌浆期“抗耐躲避”高温胁迫的调控措施;7)建立科学应对高温的单项技术集成体系,解决春玉米灌浆期受高温胁迫的同时,实现一定的社会、经济和生态效益。

参 考 文 献

- [1] 李少昆,王崇桃. 玉米高产潜力·途径[M]. 北京:科学出版社, 2010:2-82
- [2] 陈志恺,徐子恺,于静洁,等. 中国水资源及其演变趋势[M]//刘昌明,陈志恺. 中国水资源现状评价和供需发展趋势分析. 北京:中国水利水电出版社,2001:109-120
- [3] 隋鹏. 黄淮海平原节水种植模式生态经济分析及优化配置研究:以河北省栾城县为例[D]. 北京:中国农业大学,2005
- [4] 薛志士,罗其友,官连英. 华北平原节水农业模式[M]//薛志士. 节水农业宏观决策基础研究. 北京:气象出版社,1998:104-105
- [5] 赵华甫,张凤荣,李佳,等. 北京都市农业种植制度的发展方向:春玉米一熟制[J]. 中国生态农业学报,2008,16(2):469-474
- [6] 戴明宏,陶洪斌,王璞,等. 春、夏玉米物质生产及其对温光资源利用比较[J]. 玉米科学,2008,16(4):82-85,90
- [7] 郑洪建,董树亭,王空军,等. 生态因素对玉米品种产量影响及调控的研究[J]. 作物学报,2001,27(6):862-868
- [8] 李绍长,白萍,吕新,等. 不同生态区及播期对玉米籽粒灌浆的影响[J]. 作物学报,2003,29(5):775-778
- [9] 戴明宏,单成钢,王璞. 温光生态效应对春玉米物质生产的影响[J]. 中国农业大学学报,2009,14(3):35-41
- [10] 刘明,陶洪斌,王璞,等. 播期对春玉米生长发育产量及水分利用的影响[J]. 玉米科学,2009,17(2):108-111
- [11] 张保仁. 高温对玉米产量和品质的影响及调控研究[D]. 泰安:山东农业大学,2003
- [12] Daynard T B, Tanner J W, Duncan W G. Duration of the grain filling period and its relation to grain yield in corn, *Zea mays* L. [J]. Crop Sci, 1971, 11(1):45-48
- [13] Jones R J, Gengenbach B G, Cardwell V B. Temperature effects on *in vitro* kernel development of maize[J]. Crop Sci, 1981, 21(5):761-766
- [14] Tashiro T, Wardlaw I F. A comparison of the effect of high temperature on grain development in wheat and rice[J]. Ann

- Bot, 1989, 64(1): 59-65
- [15] 张吉旺. 光温胁迫对玉米产量和品质及其生理特性的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2005
- [16] 郑有良, 赖仲铭, 杨克诚. 玉米籽粒生长特性与籽粒大小的关系及其遗传研究[J]. 四川农业大学学报, 1985, 3(2): 73-78
- [17] 吴春胜. 超高产玉米灌浆速率与干物质积累特性研究[J]. 吉林农业大学学报, 2008, 30(4): 382-385, 400
- [18] Porter J R. Rising temperatures are likely to reduce crop yields[J]. Nature, 2005, 436: 174
- [19] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 等. 大田增温对夏玉米光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(1): 81-86
- [20] Berry J, Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1980, 31: 491-543
- [21] Karim M A, Fracheboud Y, Stamp P. Photosynthetic activity of developing leaves of *Zea mays* is less affected by heat stress than that of developed leaves[J]. Physiol Plant, 1999, 105(4): 685-693
- [22] Sharkey T D, Zhang R. High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis[J]. J Integr Plant Biol, 2010, 52(8): 712-722
- [23] Zhu X C, Song F B, Liu S Q. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress[J]. Plant Soil, 2011, 346: 189-199
- [24] 朱东安, 赵民军. 玉米纹枯病的发生规律与综合防治对策[J]. 作物研究, 2002, 16(4): 188-189
- [25] 谢富欣, 黄秋平, 赵花周, 等. 我国五米茎基腐病研究进展[J]. 陕西农业科学, 2005(3): 93-94
- [26] 胡秀丽, 李潮海, 李艳辉, 等. HSP70 可提高干旱高温复合胁迫诱导的玉米叶片抗氧化防护能力[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 636-644
- [27] Maestri E, Klueva N, Perrotta C, et al. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals[J]. Plant Mol Biol, 2002, 48(5/6): 667-681
- [28] Pareek A, Singla S L, Grover A. Proteins alterations associated with salinity, desiccation, high and low temperature stresses and abscisic acid application in seedlings of Pusa 169, a high-yielding rice (*Oryza sativa* L) cultivar[J]. Curr Sci, 1998, 75(4): 1023-1035
- [29] Caers M, Rudelsheim P, Onckelen H V, et al. Effect of heat stress on photosynthesis activity and chloroplast in correlation with endogenous cytokinin concentration in maize seedlings[J]. Plant Cell Physiol, 1985, 26(1): 47-52
- [30] 张凤路, 赵明, 王志敏, 等. 玉米籽粒败育过程的激素变化[J]. 中国农业大学学报, 1999, 4(3): 1-4
- [31] Wahid A, Gelani S, Ashraf M, et al. Heat tolerance in plants: An overview[J]. Environ Exp Bot, 2007, 61(3): 199-223
- [32] Wang L J, Li S L. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca^{2+} homeostasis and antioxidant systems in young grape plants[J]. Plant Sci, 2006, 170(4): 685-694
- [33] Sinsawat V, Leipner J, Stamp P, et al. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L) grown at control or high temperature[J]. Environ Exp Bot, 2004, 52(2): 123-129
- [34] Gong M, Chen B, Li Z H, et al. Heat-shock-induced cross adaptation to heat, chilling, drought and salt stress in maize seedlings and involvement of H_2O_2 [J]. J Plant Physiol, 2001, 158(9): 1125-1130
- [35] Crafts-Brandner S J, Salvucci M E. Sensitivity of photosynthesis in a C_4 plant, maize, to heat stress[J]. Plant Physiol, 2002, 129(4): 1773-1780
- [36] Yamasaki T, Yamakawa T, Yamane Y, et al. Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat[J]. Plant Physiol, 2002, 128(3): 1087-1097
- [37] Wang X, Cai J, Jiang D, et al. Pre-anthesis high-temperature acclimation alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis heat stress in wheat[J]. J Plant Physiol, 2010, 168(6): 585-593
- [38] Teskey R O, Rodney E W. Acclimation of loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings to high temperatures[J]. Tree Physiol, 1999, 19(8): 519-525
- [39] Froux F, Ducrey M, Epron D, et al. Seasonal variations and acclimation potential of the thermostability of photochemistry in four Mediterranean conifers[J]. Ann For Sci, 2004, 61(3): 235-241
- [40] 岳寿松, 于振文, 余松烈. 小麦旗叶与根系衰老的研究[J]. 作物学报, 1996, 22(1): 55-58
- [41] 姜东, 于振文, 苏波, 等. 不同施氮时期对冬小麦根系衰老的影响[J]. 作物学报, 1997, 23(2): 181-190
- [42] 姜东, 于振文, 许玉敏, 等. 有机无机肥料配合施用对冬小麦根系和旗叶衰老的影响[J]. 作物学报, 1999, 36(4): 440-447
- [43] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants [M]. London: Academic Press, 1995: 889-889
- [44] Maksymiec W. Effect of copper on cellular processes in higher plants[J]. Photosynthetica, 1997, 34(3): 321-342
- [45] Malhi S S, Karamanos R E. A review of copper fertilizer management for optimum yield and quality of crops in the Canadian Prairie Provinces[J]. Can J Plant Sci, 2006, 86(3): 605-619
- [46] 李芳贤, 王金林, 李玉兰, 等. 锌对夏玉米生长发育及产量影响的研究[J]. 玉米科学, 1999, 7(1): 72-76
- [47] 王晓鸣, 吴全安, 张培坤. 硫酸锌防治玉米茎基腐病的研究[J]. 植物保护, 1999, 25(2): 23-25
- [48] Eakes D J, Wright R D, Seiler J R. Water relations of *Salvia splendens* 'Bonfire' as influenced by potassium nutrition and moisture stress conditioning[J]. J Am Soc Hort Sci, 1991, 116(4): 712-715
- [49] 邹国元, 李晓林, 杨志福. 不同温度下施用钾肥对玉米生长及磷钾养分吸收的影响[J]. 华北农学报, 1998, 13(4): 51-55
- [50] Egilla J N, Davies F T, Drew M C. Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun:

- Plant growth, leaf macro-and micronutrient content and root longevity[J]. *Plant Soil*, 2001, 229(2): 213-224
- [51] Cakmak I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants[J]. *J Plant Nutr soil Sci*, 2005, 168(4): 521-530
- [52] 李明德, 郑圣先. 钾素营养对玉米生长及抗旱性的影响[J]. *土壤肥料*, 1996(4): 12-19
- [53] 张立新, 李生秀. 氮、钾、甜菜碱对减缓夏玉米水分胁迫的效果[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(7): 1401-1407
- [54] 付国占, 李潮海, 王俊忠, 等. 残茬覆盖与耕作方式对夏玉米叶片衰老代谢和籽粒产量的影响[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(1): 155-160
- [55] 胡恒宇, 李增嘉, 宁堂原, 等. 深松和尿素类型对不同玉米品种水分利用效率的影响[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(9): 1963-1972
- [56] 王法宏, 刘世军, 王旭清, 等. 小麦垄作栽培技术的生态生理效应[J]. *山东农业科学*, 1999(4): 4-7
- [57] 崔光辉, 卞尚道, 梁嘉陵. 水稻垄作稻一菇一鱼立体共生复合群体结构模式的研究[J]. *现代化农业*, 1996(4): 7-8
- [58] 高明, 车福, 魏朝富, 等. 垄作免耕稻田水稻根系生长状况的研究[J]. *土壤通报*, 1998, 29(5): 236-238
- [59] Xiao G J, Liu W X, Xu Q, et al. Effects of temperature increase and elevated CO₂ concentration, with supplemental irrigation, on the yield of rain-fed spring wheat in a semiarid region of China[J]. *Agr Water Manage*, 2005, 74(3): 243-255
- [60] 高亚男, 曹庆军, 韩海飞, 等. 不同行距对春玉米产量和光合速率的影响[J]. *玉米科学*, 2010, 18(2): 73-76
- [61] 张永科, 孙茂, 张雪君, 等. 玉米密植和营养改良之研究 II. 行距对玉米产量和营养的效应[J]. *玉米科学*, 2006, 14(2): 108-111
- [62] 李艳华, 张鹏, 吴国良, 等. “双行交错”种植方式玉米干物质积累动态变化的研究[J]. *山东农业科学*, 2011(6): 35-38
- [63] 刘武仁, 冯艳春, 郑金玉, 等. 玉米宽窄行种植产量与效益分析[J]. *玉米科学*, 2003, 11(3): 63-65
- [64] 刘武仁, 郑金玉, 罗洋, 等. 玉米宽窄行种植技术的研究[J]. *吉林农业科学*, 2007, 32(2): 8-10, 13

责任编辑: 袁文业